Aus der Forschungsabteilung für Elektronenmikroskopie
der Freien Universität Berlin

Leiter: Professor Dr. med. W. Schwarz

Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der somatischen Muskulatur von Petromyzon

INAUGURAL-DISSERTATION
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an der
Medizinischen Fakultät der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Dieter Spranger

aus Chemnitz

1962

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548014_0051

Aus der Forschungsabteilung für Elektronenmikroskopie
der Freien Universität Berlin

Leiter: Professor Dr. med. W. Schwarz

Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der somatischen Muskulatur von Petromyzon

INAUGURAL-DISSERTATION
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an der
Medizinischen Fakultät der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Dieter Spranger

aus Chemnitz

Dekan: Professor Dr.med., Dr.med.dent. Ewald H a r n d t

Referent: Professor Dr.med. Willy S c h w a r z

Korreferent: Professor Dr.med. Wilhelm M a ß h o f f

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät
der Freien Universität Berlin

Promoviert am: 10. Mai 1962

Meinen Eltern in Dankbarkeit gewidmet

Für die Überlassung des Themas und die Unterstützung
bei der Herstellung der Arbeit gilt mein
herzlicher Dank Herrn Professor W. Schwarz
und den Mitarbeitern der Forschungsabteilung
für Elektronenmikroskopie.

Einleitung

Nachdem LEEUWENHOEK (1694), MANDLE (1839), BOWMAN (1840), HENLE (1841), BARRY (1842) und v.SIEBOLD (1848) ihre ersten Beobachtungen am Muskelgewebe gemacht hatten, sah DOBIE (1849) dunkle Querlinien und HENSEN (1868) Mittelscheiben (M) in den einzelnen Muskelfasern. Danach entstand das heute noch gültige Schema der Querstreifung der Muskelzelle (ENGELMANN,1873).Dabei stellte sich heraus, daß diese Querbänder nicht an das Protoplasma geknüpft sondern an fädige Einlagerungen gebunden waren, die man als Myofibrillen bezeichnete. In den nun folgenden lichtmikroskopischen Untersuchungen wurden die Arten des Fasertyps, die Größe und Form und der Stoffgehalt der Fibrillen, die angrenzenden Sarkoplasmastrukturen und der Kernaufbau mit der in der Lichtmikroskopie höchsten Auflösung von o,2 - o,3 μ geklärt.

Durch die Angaben von VOSS (1934/35), als Material dienten Frosch-, Kröten- und Menschenmuskulatur, und auch von KAWAMURA (1952) errechnete man den Mittelwert der Faserdicke mit 4oo-85o μ^2. Die Länge der Fasern reichte von o,5 - 1,o mm beim M.stapedius (SCHEINERT, 1934) bis 34 cm und mehr im M.sartorius des Menschen (LOCKHART und BRANDT, 1938).

Über das Sarkolemma als Zellumhüllung bestanden unterschiedliche Meinungen. Eine Zellzugehörigkeit dieser Membran lehnten ABE (1934), LUBOSCH (1937), BAIRATI (1938) und BALLAS (1944) ab, dafür sprachen sich CIACCIO (1938) und BARER (1947) aus.

Die Kerne und das Cytoplasma der quergestreiften Muskelzelle wurden ebenfalls eingehend mit dem Lichtmikroskop untersucht. LANGELAAN (1936) entdeckte dabei im M.sartorius des Frosches sowohl lange, stabförmige als auch kürzere ellipsoide Kerne. WATZKA (1939) beobachtete, daß die Muskulatur bei weißen Mäusen weniger Kerne hat als bei grauen. GOLGI (1898) konnte den nach ihm benannten Apparat mit der Silberimprägnation darstellen. Auch BEAMS (1929), DAWSON (1929) und andere sahen im Cytoplasma an den Polen der Kerne dem Golgi-Apparat ähnliche Strukturen. SMITH,D. (1961) legte dar, wie verschieden die Ansichten über das Bestehen eines Golgi-Apparates oder eines sarkoplasmatischen Fadennetzes bei der lichtmikroskopischen Betrachtung waren. DEJKUN (1929) und FEYEL (1938) fanden in Kernnähe reichlich Mitochondrien, die auch als Sarkosomen bezeichnet werden.

Die Myofibrillen sind als metaplasmatischer Teil der Muskelzelle für alle quergestreiften Muskelzellen signifikant. Sie liegen in den Zellen und zeigen im Lichtmikroskop einen typischen Bau. Dunkle und helle Bänder wechseln regelmäßig (periodisch) miteinander ab. Der dunkle Abschnitt wird in der deutschen Literatur als Q und im angelsächsischen Schrifttum als A bezeichnet. In der Mitte von Q bzw. A liegt eine schmale Zone, die hell ist und als M-Linie bezeichnet wird. Der helle Teil der Periode wird im deutschen und angelsächsischen Schrifttum als I bezeichnet. Er enthält ebenfalls einen Streifen, der hier dunkel ist und als Z-Streifen oder Grundmembran bezeichnet wird. Mit Eisenhaematoxylin färbt er

sich elektiv an. Man rechnet eine Myofibrillenperiode von einem Z-Streifen zum nächsten Z-Streifen. Die Zusammensetzung einer solchen Periode aus den einzelnen Abschnitten ist dann $Z - \frac{I}{2} - \frac{Q}{2} - M - \frac{Q}{2} - \frac{I}{2} - (Z)$.

Im Polarisationsmikroskop verhalten sich die einzelnen Abschnitte der Periode verschieden. Q bzw. A ist anisotrop und I isotrop. Über die Ursache der ungleichmäßigen Doppelbrechung hat es verschiedentlich Diskussionen gegeben. Zuerst suchte man die Ursache der Querstreifung, anisotrop im A-Band und isotrop im I-Band, im interfibrillären Sarkoplasma. Dann glaubte man wegen des höheren Aschegehaltes des A-Bandes (SCOTT,1932; BARIGOZZI,1937; KRUSZYNSKI,1938 und LORETI,194o) im Mineralgehalt und nach DRAPER und HODGE (1949) im Wassergehalt den Grund für die Doppelbrechung gefunden zu haben. Auch die Form von negativ doppelbrechenden Elementen im I-Band wurde von PFEIFFER (1952) für das isotrope Verhalten herangezogen. Nur WEBER (1939) und BUCHTHAL (1943) vermuteten das Myosin allein im A-Band und glaubten damit die kontraktile Substanz lokalisieren zu können. HORVATH (1952) wies aber die gleichmäßige Verteilung des Myosins über A- und I-Band nach. Damit ist ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen Myosin und Doppelbrechung nicht gegeben. Die M-Linie im A-Bereich und eine N-Linie im I-Bereich wurden als eine Körncheneinlagerung angesehen. Der M-Streifen wurde von HEIDENHAIN (1911) und HÄGGQVIST (192o) als eine fibrillenverbindende Zone aufgefaßt, doch MARCUS (1922) und BARER (1948) verneinten eine quere Fibrillenverbindung. Der Z-Streifen wurde von v.MURALT (1933), JORDAN (1934),

HÄGGQVIST (1920), v.STUDNITZ (1935), BUCHTHAL, KNAPPEIS und LINDHARD (1936) und SPEIDEL (1939) untersucht und von einigen als Verbindung zwischen Myofibrillen und Sarkoplasma angesehen und deshalb als Grundmembran bezeichnet. BOERNER-PATZELT (1929), HÜRTHLE (1931), ERNST und KELLNER (1936) und BARER (1947) bestritten aber das Vorhandensein einer solchen Grundmembran. Einen kollagenen Aufbau und eine mechanische Bedeutung des Z-Streifens nahmen HEIDENHAIN (1911) und HÄGGQVIST (1920) an. Diese Ansicht wurde von W.J.SCHMIDT (1934) jedoch widerlegt.

Der Durchmesser der Myofibrillen schwankte zwischen 0,2 - 3,0 μ bei den verschiedenen Autoren. WATZKA (1939) stellte fest, daß beim selben Tier die Zahl der Fibrillen in den sogenannten weißen Muskeln kleiner ist als in roten. Bereits 1919 meinte v.FÜRTH als Baustein der Fibrillen die Eiweiße Myogen und Myosin gefunden zu haben. Doch diesen Nachweis erbrachte erst WEBER (1925). Später gelang es STRAUB (1942) im Myosin das Actin und das eigentliche Myosin nachzuweisen. Hieraus ergab sich dann die reversible Komplexstruktur des Actomyosins nach SZENT-GYÖRGYI (1951).

Nach einer Arbeit SCHAFFER's (1920) kam es zu Diskussionen über die Art der Anordnung der Fibrillen in den Muskelzellen. SCHAFFER beschrieb bei der quergestreiften Skelettmuskulatur zwei Arten von Muskelfasern. Eine Art zeigte im Querschnitt eine feldähnliche Anordnung, bei der die einzelnen Fibrillen nicht deutlich getrennt erschienen. Die andere Art besaß eine klar darstellbare fibrilläre Anordnung der Myofibrillen. Auch KRÜGER (1950, 1955 und

durch frühere Arbeiten mit GÜNTHER und FÜRLINGER) behauptete, daß es zwei Formen in der Verteilung der Myofibrillen innerhalb der Muskelfasern gibt: eine sogenannte Fibrillenstruktur (Tetanusfasern) und eine Felderstruktur (Tonusfasern). ORTMANN (1951) führte den Unterschied der beiden Formen auf den Lipoid- und Glykogengehalt der Fibrillenbündel zurück. Die Auffassung KRÜGERS wurde von KÖHLER (1938), THIEL (1939) und NEL (1940) angezweifelt, weil auch Zellen mit beiden Strukturen vorkommen. FRICK (1954) lehnte den Dualismus in der Fibrillenanordnung ab und brachte zum Ausdruck, daß lediglich Unterschiede des Kontraktionszustandes und der Fixation die gleichen Strukturen verschieden erscheinen lassen.

Mit der Einführung des Elektronenmikroskops (1931), das ein Auflösungsvermögen bis zu 20 Å und weniger besitzt, begann ein neuer Abschnitt für die Mikromorphologie der Muskelzelle. Die Kernmembran als Doppelmembran mit einer Dicke von 50 μ und den granulierten Kerninhalt beschrieb RUSKA (1954). PORTER (1954) erkannte im Nukleolus eine Ansammlung von 150 Å großen osmiophilen Granula. Im Cytoplasma konnte die Feinstruktur der Mitochondrien geklärt werden. PALADE (1952) stellte eine 70 Å dicke Membran fest, die das Mitochondrium umgibt. Im Inneren fand er eine Vielzahl von Cristae, die regellos verteilt sind. HODGE (1954) und PALADE (1956) beschrieben bei der Muskulatur des Diaphragmas und des Herzens eine direkte Beziehung zwischen den Mitochondrien und der Querstreifung. PORTER und PALADE (1957, Amblystomalarve) konnten keine prinzipielle Anordnung zu der Querstreifung erkennen.

Als etwas grundsätzlich Neues wurde ein Zellorganell auch in den Muskelfasern entdeckt, das endoplasmatische Retikulum. Dieses Organell wurde als ein System von Vesiculae, Tubuli und Cisternen beschrieben. PORTER und PALADE (1957, Amblystomalarve) bezogen sich auf frühere Arbeiten von BENNET und PORTER (1953 u.1956) und EDWARDS (1955). Sie entdeckten beim endoplasmatischen Retikulum der verschiedenen Muskeltypen immer eine segmentale Zuordnung für jedes Sarkomer. Deshalb konnten sie sich Impuls- und Stoffübertragungen über diesen retikulären Apparat zur Myofibrille hin vorstellen. Auch LAVALLARD (196o,Krabbe) fand eine segmentale Ordnung an mit einer Unterbrechung des Retikulums in Höhe der Z-Linie. Ebenfalls beschrieben FAWCETT, REVEL und PAUL (1961) in ihrer Arbeit eine Zuordnung des endoplasmatischen Retikulums zur Querstreifung in der Schwimmuskulatur des Krötenfisches. Aus der tubulären Struktur dieses Retikulums und seiner Anordnung versuchten sie Stoffwechselvorgänge zu erklären. Dagegen konnte PEACHEY (1961) bei seinen Untersuchungen am Amphioxus ein endoplasmatisches Retikulum nicht eindeutig nachweisen.

Der zweite neue Befund, den man im Elektronenmikroskop erheben konnte, war die Auflösung der lichtmikroskopisch sichtbaren Myofibrille in feine Fäden von etwa 12o Å Dicke, die man als Myofilamente bezeichnete (HALL, JAKUS und SCHMITT, 1946). SJÖSTRAND und ANDERSSON (1956, Maus,Frosch), EDWARDS und RUSKA (1956,Insekt,Krabbe,Ratte), PORTER und PALADE (1957, Amblystomalarve,Ratte) sahen nur einen Typ

von Filamenten, wogegen HODGE (1956,Insekten,Wirbeltiere), HUXLEY (1957,Kaninchen,Frosch), EDWARDS (1958,Taube,Insekten) und auch PEACHEY (1961,Amphioxus) dicke und dünne Filamente unterscheiden konnten. Die Frage nach einem tubulären Charakter dieser Filamente wurde aufgeworfen. Eine hexagonale Packung der Myofilamente in den Myofibrillen wurde entdeckt. HODGE (1956), HUXLEY (1957) und PEACHEY (1961) erkannten außerdem eine bestimmte Verteilung der dicken und dünnen Filamente, die in den A- und I-Bändern verschieden war. Zwischen diesen Filamenten sahen EDWARDS und RUSKA (1955), HODGE (1956), SJÖSTRAND und ANDERSSON (1956), HUXLEY (1957) und EDWARDS (1958) verschiedene verbindende Strukturen, die man als Brücken bezeichnete. Weiterhin wurden bei den Beobachtungen der quergestreiften Muskulatur von verschiedenen Tieren die Strukturen und der Zusammenhang zwischen den einzelnen Streifen und den Myofilamenten geklärt. Nach den Untersuchungen von PORTER und PALADE (1957,Amblystomalarve) konnte die Grundmembran (Z) weder als Membran noch als kontinuierliche Verbindungssubstanz zwischen den Fibrillen angesehen werden. PEASE und BAKER (1949), DRAPER und HODGE (1949), ROZSA, SZENT-GYÖRGYI und WYCKHOFF (195o), HOFFMANN-BERLING und KAUSCHE (195o) meinten jedoch, daß die Myofilamente diese Membran eindeutig durchsetzten. Weitere Streifen in der Bänderung konnten abgegrenzt werden. So traten variable H- und N-Linien auf. Auch die M-Linie wurde von den meisten Untersuchern gefunden. Nur bei der Schabe konnte EDWARDS (1959) diese Linie nicht feststellen.

In der Ruhephase der quergestreiften Muskulatur stellt sich im Elektronenmikroskop das A-Band als dunkle filamentäre Einheit mit dem in der Mitte liegenden M-Streifen dar. Das A-Band wird eingeschlossen von der helleren Struktur der I-Bänder, in denen die Z-Membranen (Disken,Fäden) als kräftige dunkle Linien und die scharfgezogenen N-Linien zu erkennen sind. Im kontrahierten Zustand des Muskels ist nur eine einheitliche dunkle filamentäre Struktur der Sarkomere zu sehen, die jedoch deutlich durch den jetzt noch dunkleren Z-Streifen begrenzt wird. Diesen elektronenmikroskopischen Befund versuchten HUXLEY und HANSON (1957) zu deuten. Im Ruhezustand entdeckten sie, daß die oben erwähnten dünnen Filamente (auch Sekundärfilamente genannt), die Actin enthalten, sich von Z-Membran zu Z-Membran im Sarkomer erstrecken. Im M-Bereich werden diese Sekundärfilamente dünner und dann als S-Filamente bezeichnet. Im dunklen A-Band befinden sich zwischen den dünnen Sekundärfilamenten noch dicke Filamente (Primärfilamente), die das Myosin enthalten. Querverbindungen zwischen Primär- und Sekundärfilamenten kommen als feine Fäden vor (actin-myosin-interaction, HUXLEY,1957). Bei der Kontraktion der Sarkomere wird durch eine Verkürzung aller Sekundärfilamente der I-Bereich in den A-Bereich (Primärfilamente) hineingezogen. Dadurch verschwindet beim kontrahierten Muskel der helle Bereich, das isotrope I-Band.

Die Befunde an den quergestreiften Muskelzellen unterscheiden sich zum Teil erheblich. Das hängt mit der Wahl des Objekts zusammen. Bei den Insekten und Krebsen gibt es nur

quergestreifte Muskeln. Auch im Darm bei manchen Fischen kommen quergestreifte Muskelzellen vor. Das klassische Beispiel für die quergestreifte Muskulatur bei den Säugetieren ist die Skelettmuskulatur, die bei allen Chordaten mit typischer Wirbelsäule (Wirbeltiere) keine wesentlichen submikroskopischen Unterschiede aufweist. Die Tiere der ersten Klasse der Chordata, die noch keine echten Wirbel und keinen Kiefer besitzen, behalten ihre Chorda als funktionierendes Achsenskelett. Ihre Rumpfmuskulatur ist der Skelettmuskulatur der Wirbeltiere homolog. In dieser Arbeit sollen die Verhältnisse der quergestreiften Rumpfmuskulatur bei Petromyzon fluviatilis untersucht werden. Dieses Tier gehört zwar zu den Chordata, es besitzt aber weder Wirbel noch einen Kiefer. Damit steht es im natürlichen System noch unter den niedrigsten Wirbeltieren, den Fischen. Die somatischen Muskeln bestehen bei den Cyclostomata aus einem linken und rechten seitlichen Rumpfmuskel, die in Myomere aufgeteilt sind. Die Myomeren sind aber noch wenig differenziert,da ein horizontales Myoseptum fehlt. Der submikroskopische Aufbau der Muskelzellen dieser Vor-Wirbeltiere ist noch unbekannt. Er soll in dieser Arbeit geklärt und mit der Muskelzelle der eigentlichen Wirbeltiere verglichen werden.

Material und Methoden

Zur Untersuchung gelangten Neunaugen (Petromyzon fluviatilis) verschiedener Altersklassen (x). Kleine Stücke der Muskulatur einiger Rumpfbereiche wurden lebensfrisch entnommen und in einer 1 %igen Osmiumlösung in Michaelis-Puffer oder Tyrode-Lösung mit oder ohne Saccharosezusatz bei einem P_H von 7,4 und 8,o fixiert. Die Fixierung dauerte eine Stunde. Nach Auswaschen der überschüssigen Osmiumlösung mit Michaelis-Puffer wurde in 5o, 7o, 9o %igem und absolutem Alkohol für je zwei Stunden entwässert. Nach Überführung in flüssiges Plexiglas betteten wir in einem vorpolymerisierten Gemisch von Butyl- und Methylacrylat in einem Verhältnis von 9o:lo ein. Zur Herstellung der Dünnstschnitte diente ein Porter-Blum-Mikrotom. Viele Schnitte wurden mit einer 1 %igen wässrigen Phosphorwolframsäure oder Uranylacetatlösung nachkontrastiert. Die Aufnahmen wurden hergestellt mit einem Zeiss-Elektronenmikroskop vom Typ EM 8/II bei einer Strahlspannung von 4o kV und einem Siemens Elmiskop I bei einer Strahlspannung von 6o - 8o kV. Die Ausmessungen wurden an Positiv-Bildern, die eine Vergrößerung von 1:25ooo hatten, mit einer achtfachen Meßlupe durchgeführt. Das im Lichtmikroskop untersuchte Material war in Formol fixiert. Es wurde in Paraffin eingebettet und mit Hämalaun-Eosin gefärbt.

(x) Für die Überlassung dieses Materials danke ich dem Deutschen Fischerei-Verband.

Befunde

Im Lichtmikroskop besitzt die Rumpfmuskulatur des Neunauges zwei Muskelfasertypen, die sich durch einen verschiedenen Gehalt an Myofibrillen unterscheiden (Abb.1). Die peripher unter der Haut gelegenen Randfasern enthalten dicke, aber locker gelagerte Myofibrillen. Die Muskelfasern, die mehr zur Chorda hin liegen (sogenannte Zentralfasern), haben in ihrem Innern dünne Myofibrillen, die aber dicht gepackt sind. Die Zentralfasern sind kernärmer als die Randfasern. Die anisotropen und isotropen Bereiche der Muskelfasern, also die typische lichtmikroskopische Querstreifung, sind gut zu erkennen. Im Elektronenmikroskop kann man sowohl die lockere als auch die dichtere Fibrillenlagerung nachweisen.

In den Zentralfasern mit der dichten Anordnung sind die Fibrillen, die eine Dicke bis zu 1,5 μ haben können, nur durch schmale Räume voneinander getrennt (Abb.2). Die Fibrillen können sich verzweigen. Sie setzen sich aus unverzweigten Filamenten zusammen, die eine Dicke von 5o Å haben. Der meist länglich geformte Kern, der eine Breite von 1,5 - 2,o μ und eine Länge von 4 - 6 μ hat, wird von einer 8o A dicken Doppelmembran umgrenzt. Die Hauptmasse des Kerninhaltes besteht aus 15o Å dicken Granula. Im Kerninneren liegt außerdem ein etwa o,8 μ großer Nukleolus, der aus dicht gepackten osmiophilen Granula besteht. Die Kernkontur kann sowohl Einziehungen als auch Ausbuchtungen in der Höhe der benachbarten Z-Streifen haben (Abb.3).

Das Sarkoplasma enthält die Mitochondrien, die auch als Sarkosomen bezeichnet werden, und das endoplasmatische

Retikulum. Die runden oder ovalen Mitochondrien, die o,1 - 1,2 μ groß sind, haben einen komplexen Aufbau (Abb.4). Sie besitzen in ihrem Inneren Cristae, die in Gruppen geordnet sein können. Mitunter haben diese Cristae-Gruppen im selben Mitochondrium eine verschiedene Richtung. In einzelnen Mitochondrien sind die Cristae aber so dicht gepackt, daß kaum Raum für die Mitochondrienmatrix vorhanden ist. Daneben kommen noch Mitochondrien vor, die statt Cristae Tubuli oder Vesiculae besitzen. Liegen die Mitochondrien im interfibrillären Sarkoplasma, so ist die Anordnung ihrer Tubuli bedeutend lockerer. Bei einer Mitochondrienlage in Höhe des Z-Streifens kommen Ausbuchtungen des Mitochondriums zu dem Streifen hin vor. Eine Verbindung zwischen Mitochondrium und Z-Streifen ist aber nirgends zu finden.

Das endoplasmatische Retikulum liegt zwischen den Myofibrillen. Für die Darstellung seiner Form und Lage muß das Objekt in verschiedenen Ebenen bzw. in verschiedene Richtungen geschnitten werden. Sicherlich handelt es sich um ein tubuläres Hohlraumsystem, das die Myofibrillen in Höhe des Z-Streifens umfaßt. Ist räumlich die Muskelzelle so geschnitten, daß die Myofibrillen in der Längsrichtung getroffen sind, so findet man nur vesikuläre Strukturen mit einem Durchmesser von etwa looo Å in Höhe des Z-Streifens (Abb.4). Bei Querschnitten, die die Myofibrillen in Höhe des Z-Streifens treffen, kann man jedoch das Tubulussystem in vollem Umfang darstellen (Abb.5). Auch bei Schrägschnitten ist es möglich, den Verlauf der Tubuli auf längere Strecken zu verfolgen.

Im Sarkoplasma liegen außerdem noch bizarr geformte, osmiophile Partikel, die bis zu etwa 2 μ groß sein können (Abb.2 u.5). Sie sind wahllos verstreut und haben keine Beziehung zu den Mitochondrien. Häufig hat man den Eindruck, daß mehrere dieser Partikel zusammenfließen.

Bei den Randfasern findet man ein ganz anderes Bild. Hier liegen die Myofibrillen locker gepackt und fassen zwischen sich große Räume, die elektronenoptisch leer sind. Auch hier verzweigen sich die etwa 2 μ dicken Myofibrillen, die bis zu 2oo Filamente enthalten können. Sie haben einen welligen Verlauf (Abb.6). Die Zellkerne unterscheiden sich nicht in Lage und Struktur von den Kernen der Zentralfasern. Im Sarkoplasma sehen wir dichtgepackte Vakuolen, die einen Durchmesser bis zu 2 μ haben können. Diese Vakuolen liegen zwischen den Fibrillen und reichen bis zum Sarkolemm (Abb.7). Sie sind von einer Membran umgeben und haben einen meist mäßig elektronendichten Inhalt. Zwischen diesen Vakuolen liegen die Mitochondrien, die vollgepackt sind mit Cristae mitochondrales, aber niemals Tubuli enthalten. Dadurch unterscheiden sich diese Mitochondrien von denen des anderen Fasertyps. Das endoplasmatische Retikulum liegt in den Randfasern ebenfalls zwischen den Myofibrillen. Seine Anordnung und sein Verteilungsmuster sind aber anders als in den Zentralfasern. Man findet zwischen den Myofibrillen mehr vesikuläre und tubuläre Strukturen. Auch im Längsschnitt lassen sich einige Tubuli nachweisen. Die bevorzugte Anordnung in der Höhe des Z-Streifens ist nicht so ausgeprägt. Fetteinschlüsse kommen in den Randfasern nicht vor.

Die Myofibrillen beider Muskelfasertypen bestehen aus Filamenten, die wie in den bekannten Skelettmuskelzellen der Wirbeltiere angeordnet sind. Dadurch kommt auch hier das bekannte Bild der Querstreifung zustande. Eine Periode (Sarkomer) hat im erschlafften Zustand eine Länge von 1,5 μ Man kann deutlich den Wechsel zwischen einem dicken (65 Å) und dünnen (4o Å) Filament erkennen (Abb.8). Sie liegen im Abstand von ungefähr 14o Å. Im Querschnitt der Myofibrillen liegen die Filamente in einer hexagonalen Packung. Ein anisotroper Bereich (A) umfaßt 5/8 und ein isotroper (I) 3/8 eines Sarkomers. Im anisotropen Teil liegt in der Mitte ein aufgehelltes Band von etwa 2ooo Å Breite, das nur halb soviel Filamente enthält wie der benachbarte Bereich des A-Bandes. Die dicken Filamente enden nämlich auf beiden Seiten der M-Linie. Nur die dünnen Filamente durchziehen diesen Abschnitt. Diese Filamente haben in der Mitte der M-Linie eine knötchenförmige Verdickung. Häufig liegen die Knötchen benachbarter Filamente in gleicher Höhe. Die Linie dieser Verdickungen wird in der Elektronenmikroskopie als eigentliche M-Linie bezeichnet. Manchmal kommen auch zwei Punkte auf dem selben Filament vor.

Wie in der Lichtmikroskopie erscheinen die isotropen Abschnitte elektronenmikroskopisch ebenfalls heller als die anisotropen Abschnitte. Dieses Bild kommt dadurch zustande, daß hier die dünnen Filamente fehlen und nur noch die dicken vorhanden sind. In der Mitte des isotropen Abschnittes liegt der Z-Streifen. Man kann nicht genau feststellen, ob die dicken Filamente hier enden oder den Z-Streifen

durchziehen. Dieser o,1 μ breite Z-Streifen besteht aus einer osmiophilen Substanz, die teilweise granulär erscheint. In Serienschnitten kann man ihn durch eine ganze Myofibrille verfolgen. Er bildet also eine Platte, die senkrecht zur Längsachse der Myofibrille steht. Die dicken Myofilamente enden hier oder durchziehen diese Platte.

In der kontrahierten Muskelzelle ist das Sarkomer einer Myofibrille nur o,8 μ lang. Eine Einteilung des Sarkomers in die bekannten Abschnitte ist elektronenoptisch im kontrahierten Zustand nicht mehr möglich (Abb.8). Die einzelnen Filamente sind dann nur noch sehr schlecht zu differenzieren.

Diskussion

Die lichtmikroskopischen Untersuchungen der Rumpfmuskulatur des Neunauges konnten zwei Arten von Muskelfasern darstellen (KRAUSE, 1923). Zentralwärts liegen Fasern mit dichtgepackten Myofibrillen, in der Peripherie dagegen enthalten die Muskelzellen locker gelagerte Fibrillen. Ähnliche Unterschiede der Fibrillendichte in verschiedenen Muskelfasern konnten auch bei höheren Wirbeltieren (KRÜGER, 1952; GÜNTHER,1950; ORTMANN,1951; ROTHSCHUH,1958) beschrieben werden. Funktionell soll es sich bei den Zellen mit dicht gepackten Myofibrillen um sogenannte Tonusfasern und bei den locker gepackten um sogenannte Tetanusfasern handeln. Lichtmikroskopisch ist bei den dichten Tonusfasern eine Felderstruktur und bei den lockeren Tetanusfasern eine Fibrillenstruktur vorhanden. Durch das hohe Auflösungsvermögen des Elektronenmikroskops läßt sich zeigen, daß beide Faserarten Myofibrillen enthalten, die aus Myofilamenten aufgebaut sind. Das unterschiedliche lichtmikroskopische Bild kommt nur durch die verschieden dichte Packung der Myofibrillen zustande. Ein Teil der Myofibrillen verzweigt sich. Dabei teilen sich die Myofilamente nicht. Sie laufen vielmehr in zwei Strähnen auseinander. Solche Verzweigungen wurden bisher noch nicht beschrieben.

Die Morphologie der Mitochondrien in beiden Faserarten ist ebenfalls verschieden. In den Zentralfasern enthalten die Mitochondrien Cristae, Tubuli und Vesiculae. In den Randfasern findet man dagegen nur Cristae. In der quergestreiften Muskulatur der Säugetiere findet man nur Mitochondrien vom Cristae-Typ. In besonders beanspruchten Muskeln, wie

z.B. beim Herzmuskel, sind diese Cristae sehr dicht gepackt, und die Zahl der Mitochondrien ist vermehrt. Die Rumpfmuskulatur des Neunauges enthält aber sehr viel weniger Mitochondrien als die Muskulatur der Säugetiere. Bisher ist nicht bekannt, welche Bedeutung die Mitochondrien vom Tubulus- und Vesicula-Typ für die Muskelzellen haben.

Das Hohlraumsystem des endoplasmatischen Retikulums kann in der Rumpfmuskulatur des Neunauges elektronenmikroskopisch gut dargestellt werden. Auch bei anderen Tierarten, wie z.B. bei der Amblystomalarve (PALADE, 1957), bei Krötenfischen (FAWCETT, 1961), bei der Krabbe (LAVALLARD, 1960), bei Insekten (SMITH,D.,1961) und Wirbeltieren (PORTER u. PALADE, 1957), konnten ähnliche intrazelluläre Membrananordnungen gefunden werden. Beim Neunauge ist die Anordnung des endoplasmatischen Retikulums in beiden Muskelfaserarten verschieden. Während man bei den dichten Zentralfasern hauptsächlich ein transversal orientiertes Hohlraumsystem in Höhe des Z-Streifens nachweisen kann, findet man in den lockeren peripheren Fasern eine ungeordnete transversale und longitudinale Anordnung. Nach den Vorstellungen von RUSKA et al.(1958) spielt das transversal angeordnete endoplasmatische Retikulum bei der Erregungsleitung eine große Rolle. Bei der Übertragung der Erregung verändern sich die Membranpotentiale. Betrachtet man die Hohlräume des endoplasmatischen Retikulums als zum extrazellulären Raum gehörig, so wäre dadurch eine starke Vergrößerung der Oberfläche und eine bessere Erregungsleitung in das Innere der Zelle denkbar. Das longitudinale System käme dann für eine Transportfunktion und den Stoffaustausch in Frage.

Die unterschiedliche Anordnung in den beiden Faserarten spräche also auch für die Annahme der lichtmikroskopischen Untersucher, daß auch die Funktion beider Fasertypen verschieden ist. Die Muskelzellen mit locker gelagerten Myofibrillen, die sogenannten tetanischen, haben sowohl ein transversal als auch ein longitudinal angeordnetes endoplasmatisches Retikulum. Ihre schnelle Tetanisierbarkeit ist deshalb erklärlich.

Elektronenmikroskopisch läßt sich aus der unterschiedlichen Packung der Myofibrillen, der unterschiedlichen Morphologie der Mitochondrien und des endoplasmatischen Retikulums auf Funktionsunterschiede schließen. Worin diese Unterschiede bestehen, muss jedoch physiologisch und physiologisch-chemisch geklärt werden.

Einen überraschenden Befund stellen die großen, leeren Vakuolen im Cytoplasma der Randfasern mit locker gepackten Myofibrillen dar. Diese Strukturen wurden bisher in der Muskulatur anderer Tierarten noch nicht dargestellt. Ihre Funktion ist noch unklar.

Zusammenfassung

Es wurde die Rumpfmuskulatur von Petromyzon fluviatilis elektronenmikroskopisch untersucht. Wir verwendeten ein Zeiss-Elektronenmikroskop vom Typ EM 8/II mit einer Strahlspannung von 4o kV und ein Siemens-Elmiskop I mit einer Strahlspannung von 6o kV (Blenden 2oo/5oμ).

Man kann zentralliegende Muskelfasern mit dichtgepackten und peripher solche mit locker gepackten Myofibrillen unterscheiden. Die Muskelzellen mit dichter Myofibrillenpackung entsprechen den sog. Tonusfasern. Bei der lockeren Anordnung der Myofibrillen in den peripher gelegenen Muskelfasern handelt es sich um sog. Tetanusfasern. Bei dem zentralgelegenen Muskelfasertyp enthalten die Mitochondrien Cristae, Tubuli und Vesiculae. Das endoplasmatische Retikulum ist transversal in Höhe des Z-Streifens angeordnet. Bei dem peripher gelegenen Muskelfasertyp finden wir nur Mitochondrien vom Crista-Typ. Das endoplasmatische Retikulum verläuft hier sowohl in transversaler als auch in longitudinaler Richtung. Die Kernstruktur und die bekannte Querstreifung der Myofibrillen mit ihrem Myofilamentaufbau sind in beiden Muskelfaserarten gleich. Die Mitochondrien zeigen keine geordnete Beziehung zu der Querstreifung. Die Myofibrillen beider Fasertypen können sich verzweigen. Bisher noch nicht beschrieben sind große, leere Vakuolen, die im Cytoplasma der locker gelagerten Randfasern liegen. Ihre Bedeutung ist noch unklar.

Abb. 1

Lichtmikroskopisches Bild der Rumpfmuskulatur des Neunauges (quer- bzw. schräggeschnitten). Muskelfasern mit dichtgepackten (Di) und locker gepackten (Lo) Myofibrillen. Formol, Hämatoxylin - Eosin.

Abb. 2

Elektronenmikroskopisches Übersichtsbild einer Muskelfaser mit dichtgepackten Myofibrillen. Verzweigung der Myofibrillen (↓). L = Lipoidtropfen, M = Mitochondrien, Mf = Myofibrillen, x = Tubuli des endoplasmatischen Retikulums, Z = Z-Streifen. 1:7500.

Abb. 3

Schrägschnitt durch eine Muskelfaser mit dichtgepackten Myofibrillen. L = Lipoidtropfen, M = Mitochondrien, Mf = Myofibrillen, N = Nucleus, No = Nucleolus. 1:25000.

Abb. 4 a

Zwei Myofibrillen mit dazwischen liegenden Mitochondrien (M) mit Cristae, Tubuli und Vesiculae. Mf = Myofibrillen, Mfl = Myofilamente, Z = Z-Streifen. 1:30000.

Abb. 4 b

Quergeschnittene Tubuli des endoplasmatischen Retikulums in Höhe des Z-Streifens (↓), 1:30000.

Abb. 5

Querschnitt durch eine Muskelfaser mit dichtgepackten Myofibrillen etwa in Höhe des Z-Streifens. Zwischen den Myofibrillen (Mf) tubuläre Hohlräume des endoplasmatischen Retikulums (eR). L = Lipoidtropfen, M = Mitochondrien. 1:38ooo.

Abb. 6

Myofibrillengruppen in Muskelfasern mit locker gepackten Myofilamenten (Mf). Im Zwischenraum membranbegrenzte leere Vakuolen (V). M = Mitochondrien. 1:9ooo.

Abb. 7

Myofibrillen (Mf), Vakuolen (V) und Mitochondrien (M) aus einer Muskelfaser mit locker gepackten Myofibrillen. 1:25ooo.

Abb. 8 a

Myofibrille (Mf) im erschlafften Zustand. Deutlicher Z-Streifen (Z) und M-Streifen (M). A = anisotroper Abschnitt, H = H-Streifen, I = isotroper Abschnitt, Ir =interstitieller Raum, L = Lipoidtropfen, S = Sarkomer, Sl = Sarkolemm. 1:30ooo.

Abb. 8 b

Myofibrillen im kontrahierten Zustand. Verdickter Z-Streifen (Z), nur noch angedeuteter M-Streifen (M), sonst keine Unterteilung. S = Sarkomer. 1:30ooo.

Abb. 1

Abb. 2

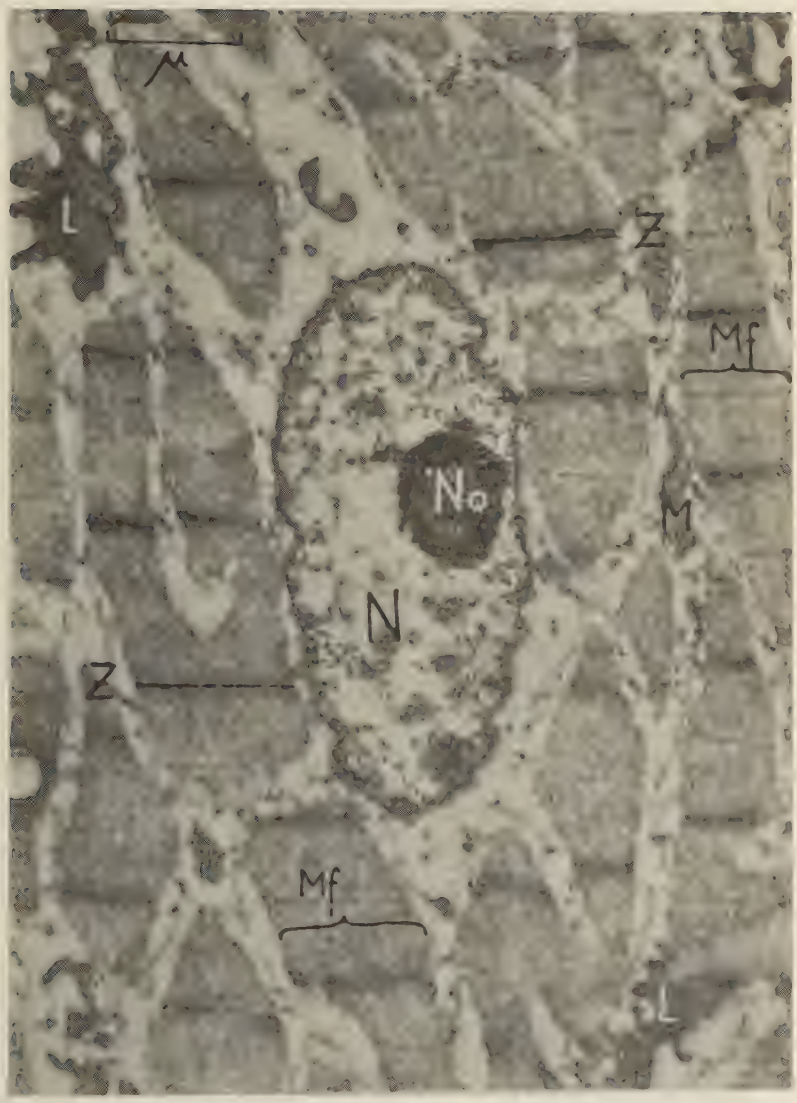

Abb. 3

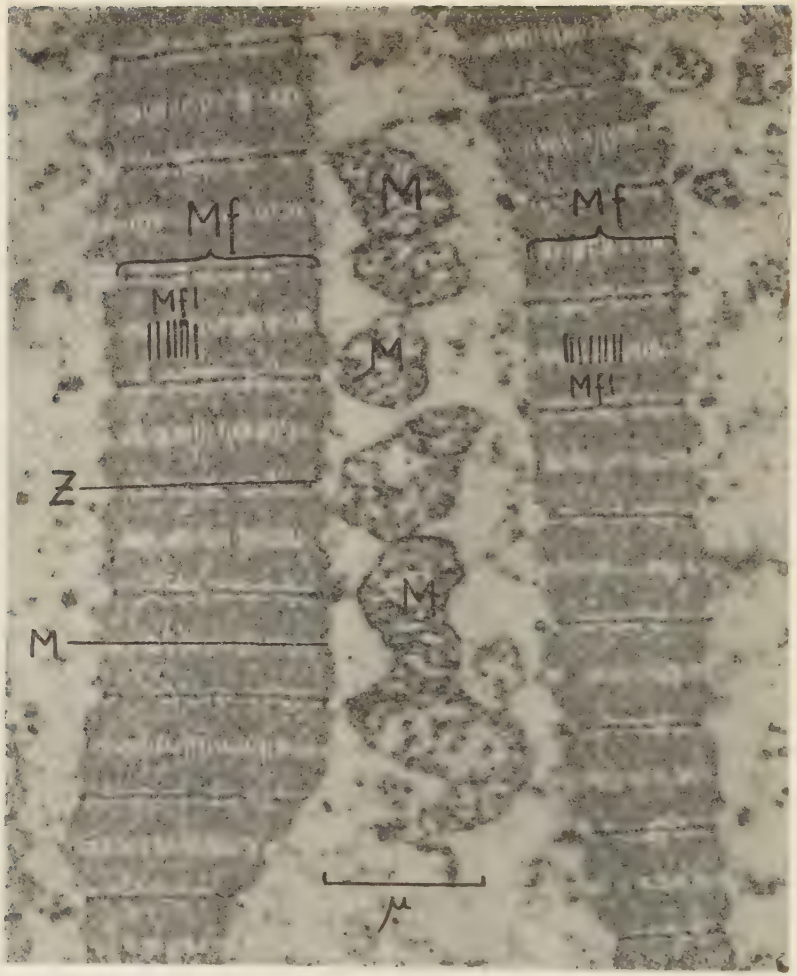

Abb. 4a

Abb. 4b

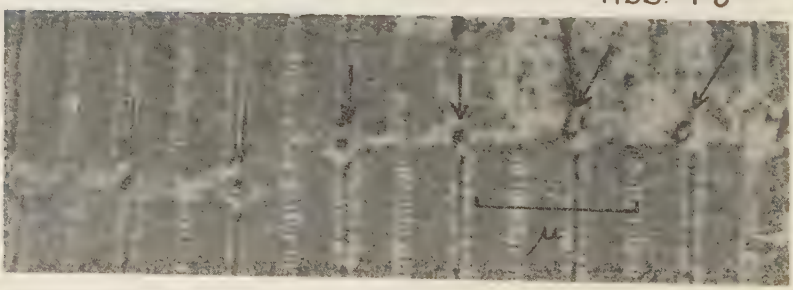

Abb 5

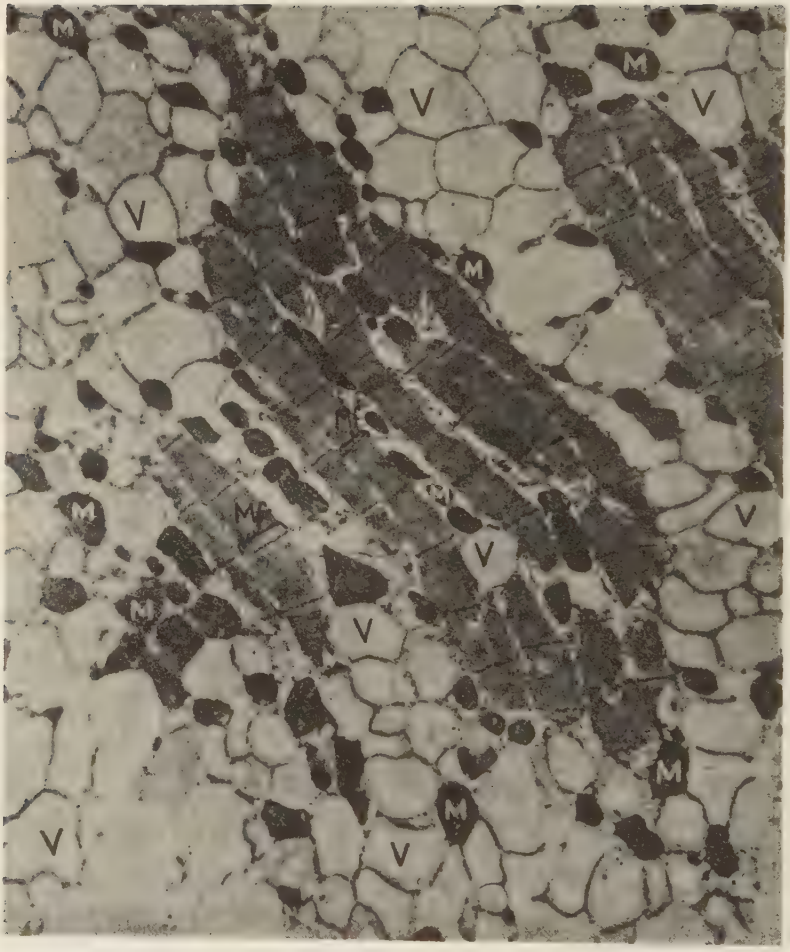

Abb. 6

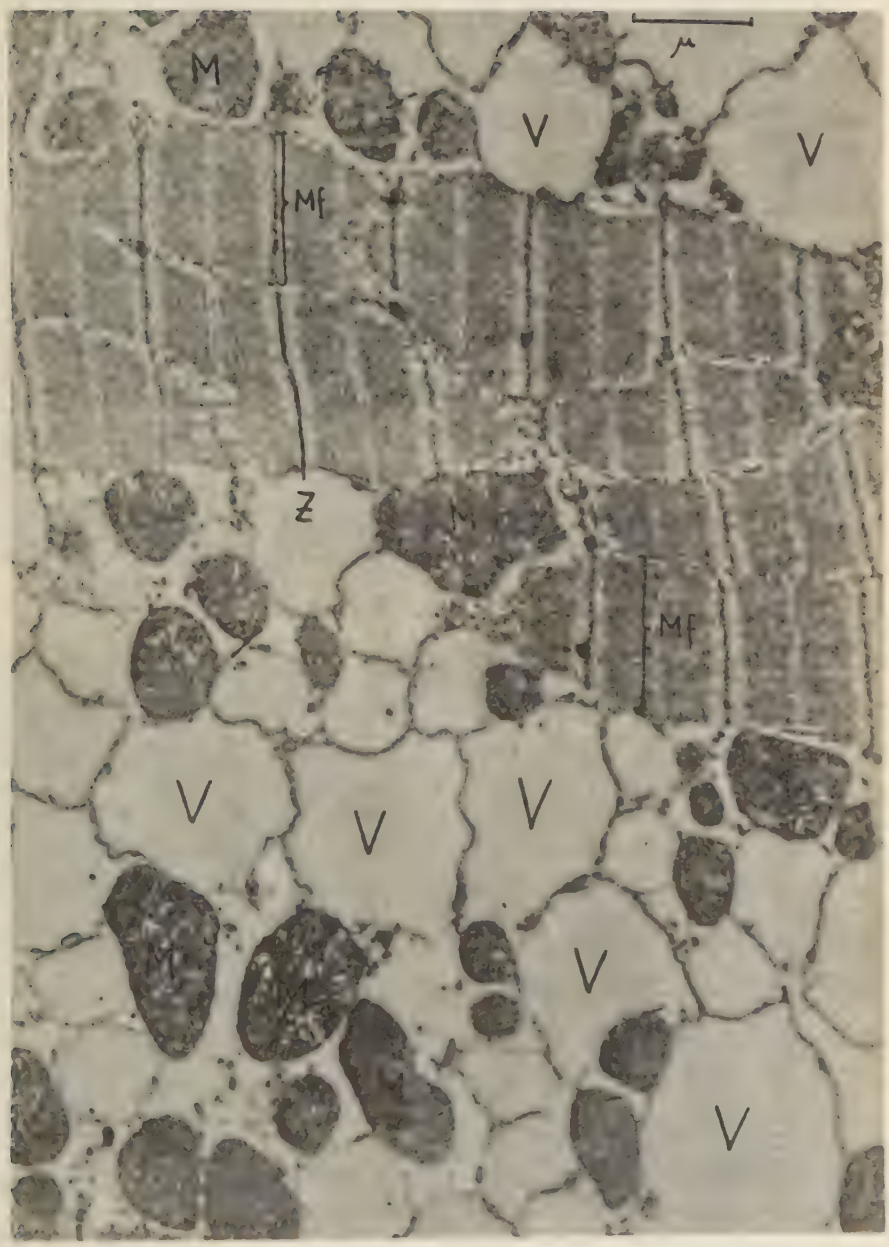

Abb. 7

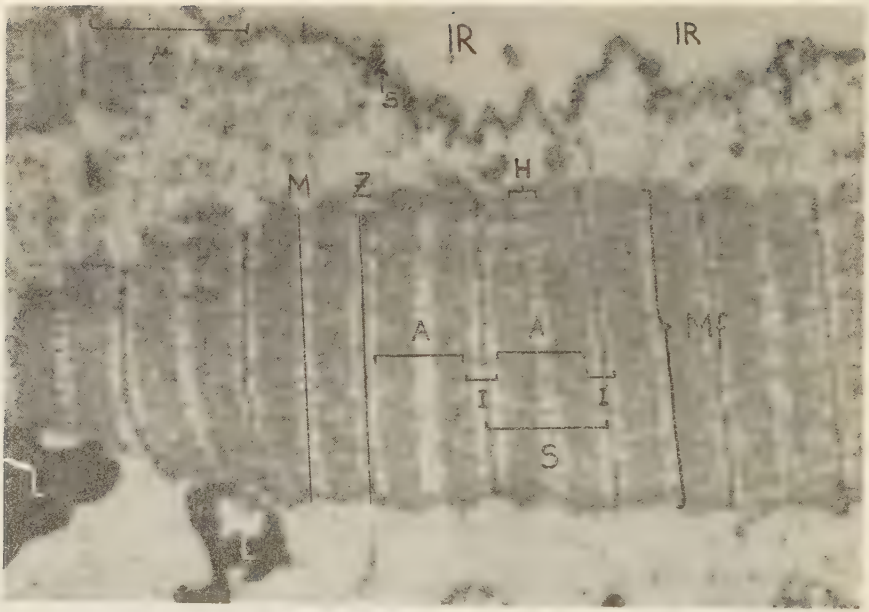

Abb. 8a

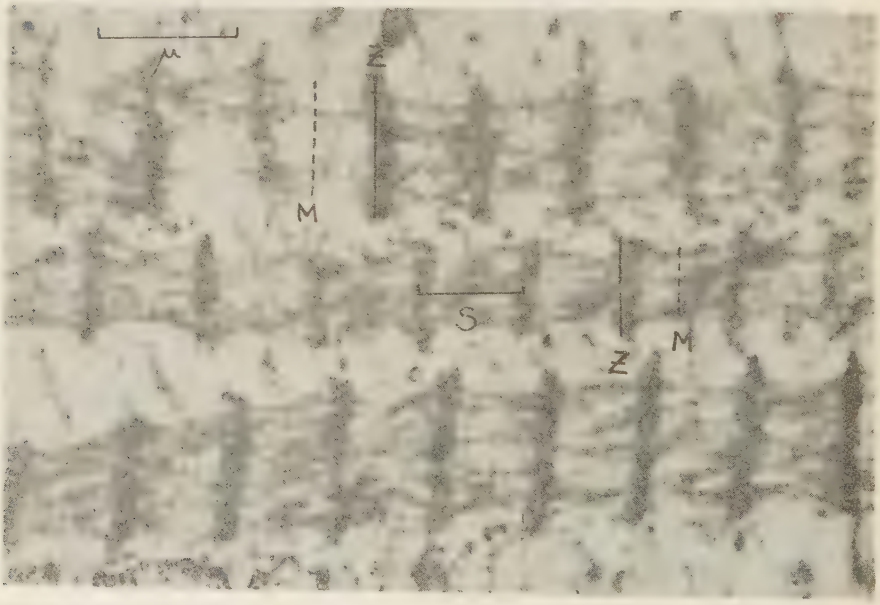

Abb. 8b

Literatur

ABE, T. - Das Sarkolemma und die sog. Gitterfaser. Fukuoka Acta med. 27, 133 (1934).

ABE, T. - Über das Wesen des Sarkolemmas. Fukuoka Acta med. 27, 131-132 (1934).

BAIRATI, A. - Struttura e propieta fisiche del sarcolemma della fibra muscolare striata. Z.Zellforsch. 27, 100-124 (1937/38).

BALLAS, W.F. - El problema de la naturaleza y origin del sarcolemma en las fibras musculares estridas. Biologica (Santiago) 1, 5-25 (1944).

BARER, R. - Observations on muscle fibre structure. J. of Anat. 81, 259-281 (1947).

BARER, R. - The contractility of myofibrills. Proc. 17. Int.Physiol.Congr., S.105 (1947).

BARER, R. - Some applications of phase - contrast microscopy. Quart.J.microsc. Sci. 88, 491-500 (1947).

BARER, R. - The structure of striated muscle fiber. Biol. Rev. 23, 159-200 (1948).

BARIGOZZI, C. - La struttura delle fibre muscolari striate studiata con il microincierimento. Arch. Zool. ital. 24, 129-145 (1937).

BARRY, M. - On Fibre. Philos. Trans. London 89, (1842).

BEAMS, H.W. - Studies on the Golgi apparatus' of insect muscle. Anat. Rec. 42, 323-333 (1929).

BENNETT, H.S. and PORTER, K.R. - An electron microscope study of sectioned breast muscle of the domestic fowl. Amer. J. Anat. 93, 61-105 (1953)

BENNETT, H.S. - The sarcoplasmic reticulum of stiped muscle. J. Biophysic. and Biochem. Cytol. 2,No.4, suppl., 171 (1956)

BOERNER-PATZELT, D. - Vergleichend-histologische Studien über quergestreifte Muskulatur. Z. mikrosk.-Anat. Forsch. 18, 93-142 (1929).

BOWMAN, W. - On the minute structure and movements of voluntary muscle. Phil. Tr. Roy. Soc. London, 130, 457-501 (1840).

BUCHTHAL, F. u. KNAPPEIS, G. - Correlation between changes in cross striation and mechanical tension in striated muscle fibre and their structural interpretation. Acta physiol. scand.(Stockholm) 6, 123-148 (1943).

BUCHTHAL, F., KNAPPEIS, G. u. LINDHARD, J. - Struktur der quergestreiften lebenden Muskelfaser des Frosches. Skand.Arch.Physiol. (Berlin u.Leipzig) 73, 162 (1936)

CIACCIO, G. - Ricerche su i costituenti granulari delle fibre muscolari striate con particolare riguardo di granuli interfibrillari Q e J. Arch.ital.Anat. e Embriol. 40, 301-320 (1938).

CIACCIO, G. - Ricerche sulle fibre muscolari striate scheletriche soggette a processi regressivi per agenti fisiologici, patologici e chemici. Z. Zellforsch. 27, 764-815 (1938).

DAWSON, A.B. - The vacuome of skeletal muscle in necturus maculosus, Anat.Rec. 44, 1-7, (1929).

DEJKUN, B. - Zur Frage der Morphologie des Chondrioms bei der Sarkolyse. Z. Zellforsch. 10, 135-149 (1929).

DOBIE, W.M. - Observations on the minute structure and the mod of contraction of voluntary muscular fibre. Ann. and Mag. nat.Hist.II, 109, 3 (1849).

DRAPER, M.H. and HODGE, A.J. - Submicroscopic localization of minerals in skeletal muscle by internal"microincineration" within the electronmicroscope. Nature (London) 163, 576-577 (1949).

EDWARDS, G.A. - Comparative studies on the fine structure of motor units. Berlin, 4.Intern.Kongreß für Elektronenmikrosk., Bd.II/2, 301-308 (1958).

EDWARDS, G.A. - The fine structure of a multiterminal innervation of an insect muscle. J.Biophysic. and Biochem.Cytol. 5, 241 (1959).

EDWARDS, G.A. and RUSKA, H. - The function and metabolism of certain insect muscels in relation to their structur. J. of microsc.Science, 96/2, 151-159 (1955).

EDWARDS, G.A., RUSKA, H., DE SOUZA SANTOS, P. and VALLEJO-FREIRE, A.- Comparative cytophysiology of striated muscle with special reference to the role of the endoplasmic reticulum. J.Biophysic. and Biochem. Cytol. 2, No.4, suppl., 143 (1956).

ENGELMANN, Th. - Pflüger's Arch.ges.Physiol. Menschen, Tiere, 7, 37 (1873)

ERNST u. KELLNER - Mikroskopische Struktur des Muskels in Ruhe und Kontraktion. Z. Zellforsch. 25,410-420 (1936).

FAWCETT, D.W. and REVEL, J.P. - The sarcoplasmic reticulum of a fasting-acting fish muscle. J. Biophys. and Biochem. Cytol. 10,No.4, suppl., 89-111 (1961).

FEYEL, Th. - Quelques aspects du chondriome juxtanucléaire dans la fibre musculaire striée. C.r.Assoc.Anat. 33, 500-501 (1938).

FRICK, H. - Berechtigt die Anordnung der Myofibrillen in den Muskelfasern der Säuger zur Annahme eines morphologischen Dualismus (Krüger)? Z.Anat.u.Entw.-gesch. 117, 485-496 (1954).

FÜRLINGER, F. - Über einen Zusammenhang zwischen Struktur und Funktion von Skeletmuskeln bei Rana temporaria. Zool.Anz. 90, 325-331 (1930).

FÜRTH, O.v. - Die Kolloidchemie des Muskels und ihre Beziehungen zu den Problemen der Kontraktion und der Starre. Erg.Physiol. 17, 363 (1919).

GOLGI, C. - Sur la structure des cellules nerveuses. Arch.ital.biol. 30, 60-71, (1898).

GOLGI, C. - Sur la structure des cellules nerveuses des ganglion spinaux. Arch.ital.biol.30, 278-286 (1898).

GÜNTHER, P.G. - Über das Vorkommen von tetanischen und tonischen Fasern in der quergestreiften Skelettmuskulatur des Menschen. Z.Naturforsch. 5 b, 386-89, (1950).

GÜNTHER, P.G. - Die morphologischen Grundlagen der Bewegungs- und Halteleistungen (Tetanus u. Tonus) des Zwerchfells, Acta anat. (Basel) 14, 54-64 (1952).

HÄGGQVIST, G. - Die Natur und Bedeutung der Muskelgrundmembranen. Verh.anat.Ges.29.Vers.71-76,Jena 1920.

HALL, C.E., JAKUS, M.A. and SCHMITT, F.O. - An investigation of cross striations and myosin filaments in muscle. Biol.Bull. 90, 32-50 (1946).

HEIDENHAIN, M. - Plasma und Zelle - Eine allgemeine Anatomie der lebendigen Masse. Zweite Lieferung, Jena, Gustav Fischer (1911).

HENLE, J. - Allgemeine Anatomie: S. 348, Leipzig (1841).

HENSEN, V. - Über ein neues Strukturverhältnis der quergestreiften Muskelfaser. Arb.physiol.Inst. Kiel, 1-26 (1868).

HODGE, A.J., HUXLEY, H.E. and SPIRO, D. - Electron microscope studies on ultrathin sections of muscle. J. Exp. med. 99, 201 (1954).

HODGE, A.J. - The fine structur of striated muscle. Biophysic. and Biochem. Cytol. 2, suppl., 131 (1956).

HOFFMANN-BERLING, H. u. KAUSCHE, G.-A. - Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Feinbau der Skelettmuskulatur bei Rana temporaria. Z.Naturforsch. 5 b, 139-144 (1950).

HORVATH, B. - Contraction and cross-striation of muscle. Biochem. et Biophysica Acta (Amsterdam). 8, 257-259 (1952).

HÜRTHLE, K. - Zur Kenntnis der Struktur des ruhenden und des tätigen Froschmuskels. Pflügers Arch. 227, 585-636 (1931).

HUXLEY, H.E. - The double array of filaments in cross striated muscle. J. Biophysic. and Biochem. Cytol. 3, 631-646 (1957).

HUXLEY, H.E. and HANSON, J. - Preliminary observations on the structure of insect flight muscle. Stockholm Conference, Academic Press, Inc. New York, 202 (1957).

JORDAN, H.E. - Structural changes during contraction in the striped muscle of the frog. Amer. J. Anat. 55, 117-131 (1934).

KAWAMURA, H. - Histo- und ultrastrukturmetrische Untersuchungen über die Froschmuskeln. Arch. hist.jap. 3, 279-287 (1952).

KÖHLER, H. - Histologische Untersuchungen an Skeletmuskeln von Reptilien. Z.Zellforsch. 28, 597-613 (1938).

KRAUSE, R. - Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere. Bd. IV, 821-825 (1923).

KRÜGER, P. - Die Grundlagen des Tetanus und Tonus der quergestreiften Skeletmuskelfasern der Wirbeltiere. Experientia (Basel) 6, 75-80 (1950).

KRÜGER, P.- Tetanus und Tonus der quergestreiften Skeletmuskeln der Wirbeltiere und des Menschen. Leipzig, Akad.Verlagsges. (1952).

KRÜGER, P. u. GÜNTHER, P.G. - Fasern mit "Fibrillenstruktur" und Fasern mit "Felderstruktur" in der quergestreiften Skelettmuskulatur der Säuger und des Menschen. Z.Anat. u. Entw.gesch. 118, 313-323 (1955).

KRUSZYNSKI, J. - Neue Ergebnisse cytochemischer Untersuchungen bei Mikroveraschung von Epithel-, Muskel- und Nervenzellen. Z.Zellforsch. 28, 35-48 (1938).

LANGELAAN, J.W. - On the nuclei of the striped muscle of the frog. Arch. néerl.Physiol. 11, 1-5 (1936).

LANGELAAN, J.W. - On the texture of the muscle fibre. Arch. néerl. Physiol. 11, 6-17 (1936)

LAVALLARD, R. - Etudé au microscope électronique du reticulum endoplasmique dans des fibres musculaires du crabe bleu. J. Biophys. and Biochem.Cytol. 7, 399-402 (1960).

LEEUWENHOEK, O.v. - Arcana naturae. Epistola 82, Delphis Batavorum (1694).

LOCKHART, R.D. and BRANDT - Length of striated muscle-fibres. Proc. Anat. Soc. Gr.Brit. Ireland. J. of Anat. 72, 470 (1937/38).

LORETI, F. - Ulteriori osservazioni sulla struttura della fibra muscolare striata negli artropodi. Comment pontif. accad. Sci. 4, 413-452 (1940).

LUBOSCH, W. - Muskel und Sehne. Ein Beitrag zur vergleichenden Anat. des Muskelsystems. Morph.Jb. 80, 89-178 (1937).

MANDLE, M. - Tra té pratique du microscope. Paris (1839).

MARCUS, H. - Über den feineren Bau quergestreifter Muskeln. A. Zellforschung 15, 393-444 (1921/22).

MURALT, A.v. - Kontraktionshypothesen u. Feinstruktur des Muskels. Kolloid-Z. 63, 228-237 (1933).

NEL, J.Th. - Histologische und anatomische Untersuchungen an der Hinterextremität einiger Vögel. Verh. naturhist.-med.Ver.Heidelberg 18, 223 (1940).

ORTMANN, R. - Versuch einer morphologisch - histochemischen Differenzierung der Muskulatur beim Frosch. Verh. anat. Ges.(49.Verslg.) 69-77 (1951).

PALADE, G.E. - The fine structure of mitochondria. Anat. Rec. 114, 427-452 (1952).

PALADE, G.E. - The endoplasmic reticulum. J. Biophys. and Biochem. Cytol. 2, No.4, suppl., 85 (1956).

PALADE, G.E. - (1957) s. unter PORTER, K.R. and PALADE,G.E.

PEACHEY, L.D. - Structure of the longitudinal body muscles of amphioxus. J. Biophysic. and Biochem. Cytol. 10, No. 4, suppl., 159-176 (1961).

PEASE, D. and BAKER, F. - The fine structure of mammalian skeletal muscle. Amer.J. Anat. 84, 175-200 (1949).

PFEIFFER, H.H. - Beitrag zur Morphologie der periodischen Segmentierung quergestreifter Muskeln. Mikroskopie (Wien), 7, 266-272 (1952).

PORTER, K.R. - Electron microscopy of basophilic components of cytoplasm. J.Histochem. and Cytochem. 2, 346-375 (1954).

PORTER, K.R. - The sarcoplasmic reticulum in muscle cells of Amblystoma larvae. J. Biophys. and Biochem. Cytol. 2, No.4, suppl., 163 (1956).

PORTER, K.R. and PALADE, G.E. - Studies on the endoplasmic reticulum. III. Its form and distribution in striated muscle cells. J. Biophys. and Biochem. Cytol. 3, 269 (1957).

ROTHSCHUH, K.E. - Beziehungen zwischen Struktur und Funktion an der Muskelfaser. 4.Intern. Kongr. für Elektronenmikrosk. Berlin, Bd. II, S.291-301 (1958).

ROZSA, G., SZENT-GYÖRGYI and WYCKHOFF, R. - The fine structure of myofibrils. Exper. Cell. Res. 1, 194-205 (1950).

RUSKA, H. - Elektronenmikroskopischer Beitrag zur Histologie des Skelettmuskels kleiner Säugetiere. Z. Naturforsch. 9 b, 358-371 (1954).

RUSKA, H., EDWARDS, G.A. and CAESAR, R. - A concept of intracellular transmission of excitation by means of the endoplasmic reticulum. Experientia 14, 117 (1958).

SCHAFFER, J. - Vorlesungen über Histologie und Histogenese. Leipzig, W.Engelmann (1920).

SCHEINERT (1934) zit. nach HÄGGQVIST - Handbuch der mikroskop. Anat. des Menschen II/4, Springer, Berlin, (1956).

SCHMIDT, W.J. - Über die Doppelbrechung der I-Glieder der quergestreiften Myofibrillen und das Wesen der Querstreifung überhaupt. Z. Zellforsch. 21, 224-242 (1934).

SCOTT, G.H. - Distribution of mineral ash in striated muscle cells. Proc.Soc.Exper. Biol.a.med. 29, 349-351 (1932).

SIEBOLD, C.T.v. - Vergleichende Anatomie der wirbellosen Tiere. S.562 (1848).

SJÖSTRAND and ANDERSSON, E. - The ultrastructure of skeletal muscle myofilaments at various conditions of shortening. Exper. Cell. Res. 11, 493 (1956).

SMITH, D.S. - The organization within the striated muscle cell. An historical survey of light microscopic studies. J. Biophys. and Biochem. Cytol. 10, No.4, suppl., 123 (1961).

SPEIDEL, C.C. - Contraction and clotting of muscle. Amer.J.Anat. 65, 471-529 (1939).

STRAUB, F.B. - Actin. Stud.Inst.Chem.Szeged 2, 3 (1942).

STUDNITZ, G.v. - Versuche zur Deutung der Querstreifung des Muskels. Z.Zellforsch. 23, 1-23 (1935).

STUDNITZ, G.v. - Was bedeutet die Querstreifung des Muskels. Forschg.u.Fortschr. 11, 378 (1935).

SZENT-GYÖRGYI, A. - Nature of the contraction of muscle. Nature (London) 167, 38o-381 (1951).

THIEL, H. - Histologische Untersuchungen an Skeletmuskeln von Urodelen. Z. Zellforsch. 3o, 67-77 (1939).

VOSS, H. - Vergleichende Untersuchungen über den Aufteilungsgrad der kontraktilen Masse in den Skeletmuskeln. Z.mikrosk.-anat.Forsch. 36, 179-19o (1934) u. Z.mikrosk.-anat.Forsch. 38, 341-344 (1935).

WATZKA, M. - "Weiße" und "rote" Muskeln. Z.mikrosk.-anat.Forsch. 45, 668-678 (1939).

WEBER, H.H. - Das kolloidale Verhalten der Muskeleiweißkörper. Biochem. Z. 158, 443-49o (1925).

WEBER, H.H. - Muskeleiweißkörper und Eigenschaften des Muskels. Naturwiss. 27, 33-39 (1939).

Lebenslauf

Als Sohn des Oberingenieurs Hugo Spranger und seiner Ehefrau Inge, geb. Kell, wurde ich, Dieter Spranger, am 18.November 1936 in Chemnitz geboren. Im Jahre 1939 zogen wir nach Erfurt, wo ich von 1943 bis 1951 die Volksschule besuchte. Ab 1951 ging ich in Erfurt auf die Heinrich-Mann-Oberschule (mathematisch-naturwissenschaftlicher Zweig) und bestand 1955 das Abitur mit "gut".

Im Wintersemester 1955 begann ich an der Friedrich-Schiller-Universität in Jena Medizin zu studieren. Ende 1955 verließen meine Eltern und ich Erfurt und zogen nach West-Berlin. Hier legte ich im August 1956 die Zusatz-Reifeprüfung ab und setzte dann das Studium an der medizinischen Fakultät der Freien Universität zu Berlin im November 1956 fort. Nach Beendigung des Sommersemesters 1958 bestand ich die ärztliche Vorprüfung mit dem Gesamturteil "gut".

Mit Ausnahme des Sommersemesters 1959, wo ich in Freiburg studierte, hörte ich die klinischen Vorlesungen in Berlin. Im März 1962 beendete ich das Staatsexamen mit der Gesamtnote "gut".